Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. | 16 | 17—28 | München, 25. 10. 1976

Der Land-Krokodilier *Libycosuchus* Stromer und die Familie Libycosuchidae (Crocodylia, Mesosuchia) aus der Kreide Afrikas

Von Eric Buffetaut[1])

Mit 6 Abbildungen

Zusammenfassung

Reste von Libycosuchidae sind aus Fundstellen im Barrême Nigers, Alb Marokkos, Cenoman Ägyptens und Unter-Senon Nigers bekannt. Die Libycosuchidae sind Vertreter der Unterordnung Mesosuchia, die eine Mischung von urtümlichen und spezialisierten Merkmalen zeigen. Wegen der Ähnlichkeiten mit den südamerikanischen Notosuchidae ist möglicherweise ein nicht weit entfernter gemeinsamer Ursprung anzunehmen. Die Libycosuchidae waren wahrscheinlich ziemlich kleine, fleischfressende, mit sehr kräftigen Kieferschließmuskeln versehene Land-Krokodile.

Abstract

Remains of Libycosuchidae are known from localities in the Barremian of Niger, the Albian of Morocco, the Cenomanian of Egypt, and the Lower Senonian of Niger. The Libycosuchidae are representatives of the suborder Mesosuchia, which show a mixture of primitive and specialised characters. Resemblances with the South American Notosuchidae may be due to a not far removed common origin. The Libycosuchidae were probably rather small carnivorous terrestrial crocodiles, with very strong muscles for the closing of the jaws.

Résumé

Des restes de Libycosuchidae sont connus dans des gisements du Barrémien du Niger, de l'Albien du Maroc, du Cénomanien d'Egypte, et du Sénonien inférieur du Niger. Les Libycosuchidae sont des représentants du sous-ordre des Mesosuchia, qui montrent un mélange de caractères primitifs et spécialisés. Les ressemblances avec les Notosuchidae sud-américains sont peut-être dues à une origine commune peu éloignée. Les Libycosuchidae étaient vraisemblablement d'assez petits crocodiles terrestres carnivores, pourvus d'une musculature très puissante pour la fermeture des mâchoires.

[1]) Dr. E. Buffetaut, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université Paris VI, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.

Inhalt

Einleitung 18
Geographische und stratigraphische Verbreitung 18
Systematische Stellung 22
Funktionelle Anatomie und Lebensweise 24
Literatur 27

Einleitung

1911 fand MARKGRAF im Unter-Cenoman Baharijas (Ägypten) den Schädel mit Unterkiefer und vier Wirbel eines sehr kurzschnauzigen, bisher unbekannten Krokodiliers. STROMER beschrieb 1914 diese Reste als *Libycosuchus brevirostris* und errichtete für das neue Genus die Familie Libycosuchidae. Seitdem sind andere Reste ähnlicher Tiere in der Kreide in verschiedenen Teilen Afrikas entdeckt worden. Diese neuen Funde kurz zu beschreiben und einige Bemerkungen über die Systematik und die Lebensweise dieser Krokodilier zu machen, ist das Ziel dieses Aufsatzes.

Geographische und stratigraphische Verbreitung

(Abb. 1)

Alle bisher bekannten Reste von Libycosuchidae stammen aus der Unter- und Ober-Kreide des nördlichen Teiles Afrikas.



Abb. 1: Geographische Verbreitung der Libycosuchidae. — 1: Ebrechko (Niger), Barrême, Libycosuchidae indet; 2: Gara Acacia (Marokko), Alb, *Libycosuchus* sp.; 3: Baharija (Ägypten), Unter-Cenoman, *Libycosuchus brevirostris* STROMER, 1914; 4: In Beceten (Niger), Unter-Senon, *Libycosuchus* sp.

B a r r ê m e :

Im Barrême von Ebrechko (Niger) wurden einige Reste von Krokodiliern gefunden und von DE BROIN beschrieben (1965). Unter diesen gehören höchstwahrscheinlich zu den Libycosuchidae zwei linke Quadratum-Stücke mit ausgeprägten dorsalen Kämmen und sehr stark entwickelten ventralen Leisten für den Ansatz von Sehnen der Adduktor-Muskulatur (siehe unten). Auch einige Wirbel aus der gleichen Fundstätte könnten vielleicht dieser Familie zugerechnet werden. Eine genauere Bestimmung dieses Materials ist nicht möglich. Diese Libycosuchidae sind die ältesten bekannten Vertreter der Familie.

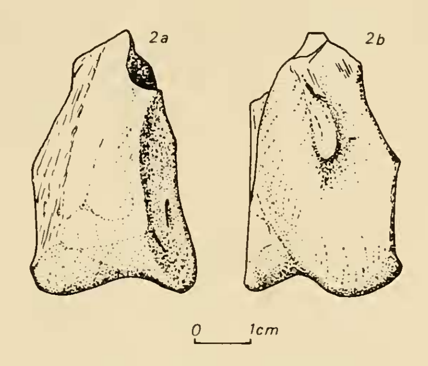


Abb. 2: Libycosuchidae indet., linkes Quadratum, aus dem Barrême Ebrechkos (Niger). 2a: Dorsalansicht; 2b: Ventralansicht, eine deutliche ventrale Leiste ist sichtbar.

A l b :

Die Fundstätte Gara Acacia[2]) (Süd-Marokko), von LAVOCAT untersucht, hat Bruchstücke des hinteren Teiles eines *Libycosuchus*-Schädels (Abb. 3) geliefert. Dieses Fossil wurde erst von DE BROIN (1965) beschrieben. Der hintere Teil des Frontale, die beiden Postorbitale, das linke Squamosum, das Parietale, die linken Quadratum und Quadratojugale und kleine Teile des Supraoccipitale und des Exoccipitale sind noch erhalten. Die hohe Occipitalfläche, das gekrümmte Quadratum mit starken ventralen Leisten und ausgeprägtem dorsalem Kamme und die nach hinten gerichteten Spitzen des Squamosum zeigen, daß es sich um einen *Libycosuchus* handelt. Jedoch gibt es einige Unterschiede zwischen *Libycosuchus brevirostris* aus Baharija und dem *Libycosuchus* aus Gara Acacia: beim letzterem sind die Supratemporalöffnungen relativ länger, die Fläche zwischen denselben enger und konkav (sie ist am ägyptischen Exemplar flach) und das Quadratum weniger gekrümmt. Der marokkanische Fund ist ferner ein wenig größer als der Typ von *Libycosuchus brevirostris*. Der wichtigste Unterschied ist jedoch, daß das Quadratojugale des Exemplares aus Gara Acacia einen deutlichen Gelenkkopf am hinteren Ende besitzt, so daß dieser Knochen am Gelenk zwischen Schädel und Unterkiefer beteiligt war. Solch ein Merkmal ist bei verschiedenen Mesosuchiern (*Sebecus, Trematochampsa,*

---

[2]) Das Alter der Fundstätte war erst als Cenoman bestimmt. Nach P. TAQUET (persönliche Mitteilung) ist jedoch ein albisches Alter wahrscheinlicher.

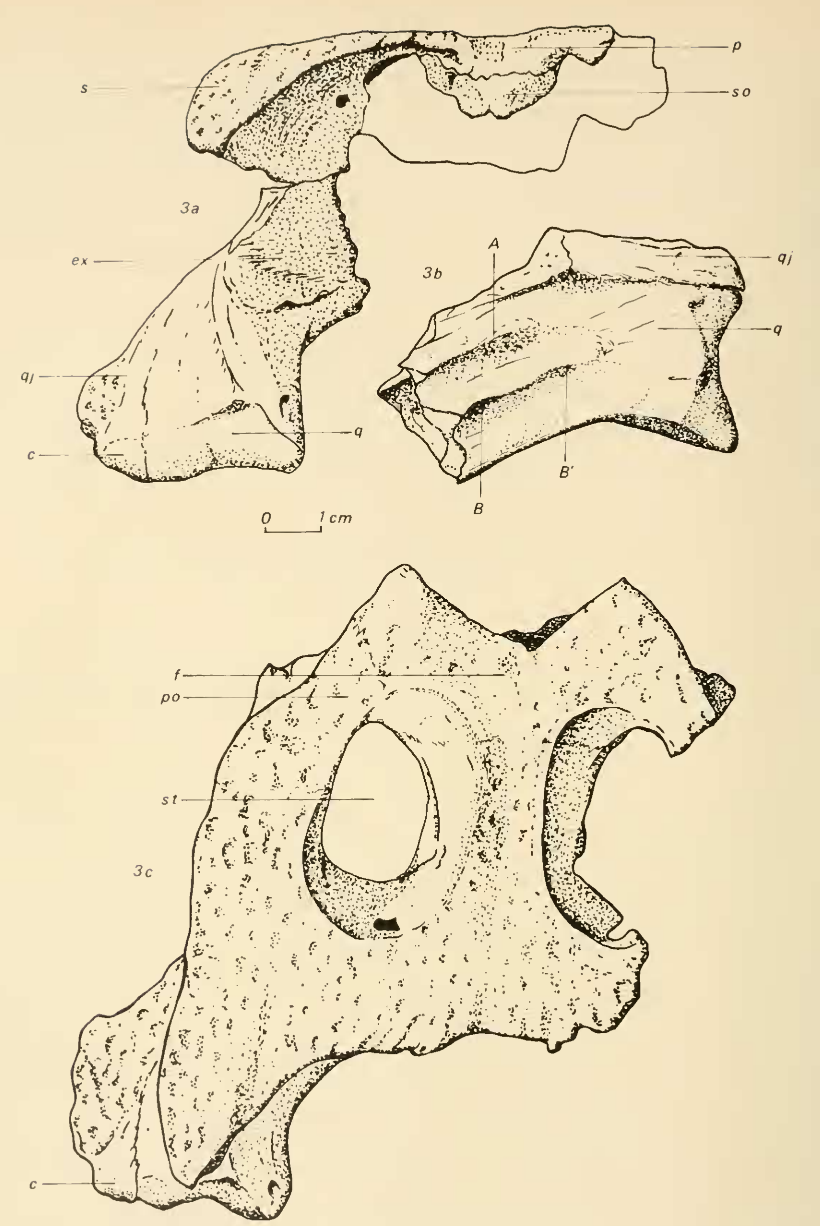


Abb. 3: *Libycosuchus* sp., Schädelfragment aus dem Alb von Gara Acacia (Marokko). 3a: Posterioransicht, c: Gelenkkopf des Quadratojugale, ex: Exoccipitale, p: Parietale, q: Quadratum, s: Squamosum, se: Supraoccipitale; 3b: Unterseite des Quadratums und des Quadratojugale, A, B, B': ventrale Leisten nach der Terminologie Iordanskys (1964): 3c: Dorsalansicht, c: Gelenkkopf des Quadratojugale, f: Frontale, po: Postorbitale, st: Supratemporalöffnung.

Dyrosauridae) bekannt; seine funktionelle und stammesgeschichtliche Bedeutung ist noch unklar (Buffetaut, 1975). Vielleicht sind diese Unterschiede ausreichend, um die Errichtung einer neuen Art für den *Libycosuchus* aus Gara Acacia zu rechtfertigen. Der Unvollständigkeit des Materials wegen, scheint es mir jedoch besser, dieses Fossil nur als *Libycosuchus* sp. zu bezeichnen.

Cenoman:

Der Typ von *Libycosuchus brevirostris,* wie oben erwähnt, stammt aus dem untersten Cenoman Baharijas, in den westlichen Wüsten Ägyptens. Für die Beschreibung dieses Fossils, des vollständigsten bekannten Exemplares von *Libycosuchus* (Abb. 4 und 6), verweise ich auf die vortreffliche Arbeit Stromers (1914). Es ist in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie zu München erhalten. Alle die anderen, hier kurz beschriebenen, *Libycosuchus*-Reste befinden sich heute im Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

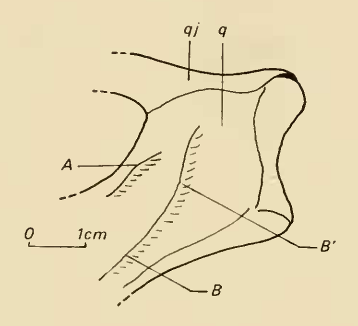


Abb. 4: *Libycosuchus brevirostris* Stromer, 1914, aus dem Unter-Cenoman von Baharija (Ägypten). Ventralansicht des Quadratums und des Quadratojugale (schematisch). A, B, B': ventrale Leisten, nach der Terminologie Iordanskys (1964); q: Quadratum; qj: Quadratojugale.

Senon:

Einige isolierte Knochen von *Libycosuchus* wurden im Unter-Senon von In Beceten (Niger) gefunden (De Broin, Buffetaut, et al., 1974). Es liegen ein rechtes Quadratum (Abb. 5), ein sehr bruchstückhaftes Exoccipitale und vielleicht einige Frontalia und Jugalia vor. Nur das Quadratum kann mit voller Sicherheit *Libycosuchus* zugeschrieben werden. Es ist sehr stark gekrümmt, und sein dorsaler Kamm und seine ventralen Leisten sind sehr ausgeprägt. Diese dürftigen Reste müssen als *Libycosuchus* sp. bezeichnet werden. Sie sind die spätesten bekannten Libycosuchidae.

Die meisten Reste von Libycosuchidae sind zu dürftig, um einen Rekonstruktionsversuch der Phylogenie dieser ziemlich langlebigen Familie zu ermöglichen. Es kann nur erwähnt werden, daß die Krümmung des Quadratums vom Barrême bis zum Senon zuzunehmen scheint.

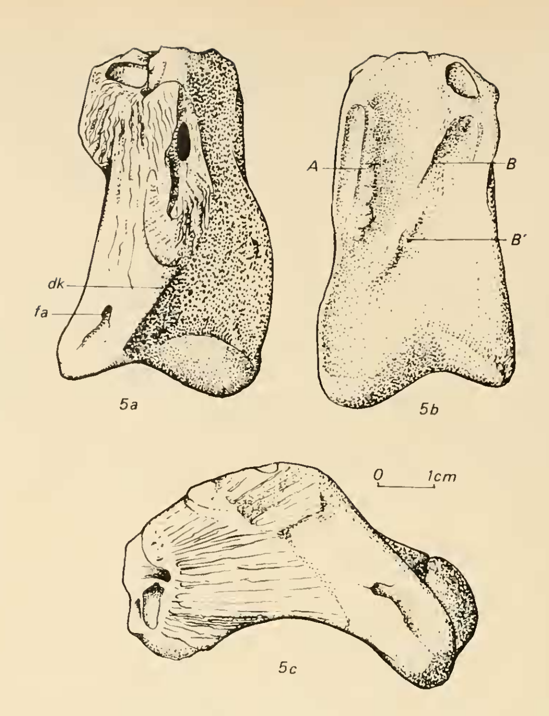


Abb. 5: *Libycosuchus* sp., rechtes Quadratum aus dem Unter-Senon von In Beceten (Niger). 5a: Dorsalansicht, dk: dorsaler Kamm, fa: Foramen aërum; 5b: Ventralansicht, A, B, B': sehr stark entwickelte ventrale Leisten, nach der Terminologie Iordanskys (1964); 5c: Medialansicht, um die ausgesprochene Krümmung zu zeigen.

Systematische Stellung

Es besteht in der Literatur eine gewisse Unsicherheit hinsichtlich der systematischen und stammesgeschichtlichen Stellung der Libycosuchidae.

Die erste Frage betrifft die Einreihung der Familie in einer bestimmten Unterordnung der Ordnung Crocodylia. In seiner Beschreibung des Baharija-Exemplares (1914) erwähnte Stromer eine dicht vor der Öffnung des Canalis eustachii medialis gelegene „mediane, quer ovale Grube oder Öffnung", die er vorbehaltlich als die Choane betrachtete. Nach dieser Auffassung ist die Choane weit hinten gelegen und ganz von den Pterygoidea umschlossen wie bei den Eusuchiern. Daher betrachtete Abel (1919) *Libycosuchus* als einen frühen Vertreter der Familie Crocodilidae; diese Meinung wurde mit Recht nicht allgemein aufgenommen. Es gibt in der Tat bei *Libycosuchus* mehrere urtümliche Merkmale, die zeigen, daß es sich höchstwahrscheinlich um einen Mesosuchier handelt: amphicöle Wirbel, wenig nach innen verlagerter Postorbitalsteg, zweifellos primär geteilte Nasenöffnung. Es bestehen auch Spezialisierungen, wie der sehr eigentümliche Bau des Gaumens, mit großen, steil nach unten gerichteten Pterygoid-Flügeln, die sehr rückgebildeten Gaumenlücken und die Anwesenheit einer vorderen Naht zwischen Palatinum und Transversum

(siehe STROMER 1914). Diese Mischung von urtümlichen und spezialisierten Merkmalen zeigt, daß es ganz unmöglich ist, *Libycosuchus brevirostris* in die Ahnenreihe der modernen Krokodile zu stellen. Außerdem muß angefügt werden, wie STROMER selbst es getan hat (1936, p. 58), „daß leider die Ausbildung der Choane bei *Libycosuchus* keineswegs ganz sichergestellt ist", da ein großer Teil des Gaumens sehr schlecht erhalten ist. Die Bedeutung der oben erwähnten Grube ist sehr unsicher; ihr Umriß ist ziemlich unregelmäßig, und sie sieht nicht genau wie eine Choane aus. Andererseits ist die Ansicht VON HUENES (1956), es gebe bei *Libycosuchus* „große Choanen zwischen Palatinum und Pterygoid" grundlos, weil gerade dieser Teil des Gaumens am Exemplar aus Baharija fehlt. Es scheint mir, daß die Frage nach der Lage der Choane bei *Libycosuchus* noch offen bleiben muß. Wäre die Choane wirklich ganz von den Pterygoidea umschlossen, so zeigen doch meiner Meinung nach die anderen Merkmale, daß *Libycosuchus* als ein sehr eigentümlich spezialisierter Vertreter der Mesosuchia betrachtet werden muß. Die Lage der Choane würde dann als die Folge einer Konvergenzerscheinung zu erklären sein.

Die andere wichtige Frage ist die der Beziehungen zwischen *Libycosuchus* und den südamerikanischen Notosuchidae. Schon 1914 erwähnte STROMER gewisse Ähnlichkeiten zwischen *Libycosuchus brevirostris* und *Notosuchus terrestris* WOODWARD 1896 aus der Ober-Kreide Patagoniens. Seitdem wurden andere ähnliche Land-Krokodilier (*Uruguaysuchus* RUSCONI, 1933, *Araripesuchus* PRICE, 1959) in verschiedenen Fundstätten der Unter- und Ober-Kreide Süd-Amerikas entdeckt. Es ist allgemein anerkannt, daß diese kleinen, sehr kurzschnauzigen Tiere einer eigenen (von DOLLO 1914 errichteten) Familie, den Notosuchidae, angehören. Nach GASPARINI (1971) können sie aber als Vertreter einer Infraordnung der Mesosuchia, der Notosuchia, mit zwei Familien (Notosuchidae und Uruguaysuchidae) betrachtet werden. Die Ähnlichkeiten in der Gesamtgestalt des Schädels sowie in verschiedenen Einzelheiten (Quadratgelenk tiefer als Condylus occipitalis, große Lücke im Unterkiefer, usw. . .) zwischen diesen Formen und *Libycosuchus* haben einige Autoren (darunter MOOK, 1934, VON HUENE, 1956, ROMER, 1956 und 1966) veranlaßt, die afrikanische Form den Notosuchidae einzureihen. Nach NOPCSA (1928) bildet *Libycosuchus* eine eigene Unterfamilie (die Libycosuchinae) innerhalb der Notosuchidae. Doch haben schon STROMER (1914, 1936) und später GASPARINI (1971) darauf aufmerksam gemacht, daß *Libycosuchus* von den Notosuchidae durch mehrere Merkmale sich unterscheidet. Unter denen sind die folgenden zu nennen: Abwesenheit einer Präorbitalöffnung, große, hinten gelegene Pterygoid-Flügel, eigentümliche Beschaffenheit der Gaumenlücken. *Libycosuchus* scheint in verschiedenen Eigentümlichkeiten spezialisierter als die Notosuchidae. Deshalb teile ich die Auffassung GASPARINIS (1971), daß die afrikanische Form nicht als Mitglied der Familie Notosuchidae ausgedeutet werden kann. Die Errichtung (von STROMER, 1914) der Familie Libycosuchidae scheint mir wohl gerechtfertigt. Man kann nicht sagen, daß es keine engen Beziehungen zwischen den beiden Familien geben könne. Wie schon von SILL (1968) angedeutet, könnten die Notosuchidae und die Libycosuchidae von nicht weit entfernten gemeinsamen Ahnen abstammen. Bis zum Ende der Unterkreide oder Anfang der Oberkreide waren Afrika und Süd-Amerika noch vereinigt; die exakte Zeit der vollkommenen Trennung ist noch umstritten: nach KENNEDY und COOPER (1975) Alb, nach REYMENT (1974) Turon. Zweifellos hatten beide Kontinente noch in der Unter-Kreide viele gemeinsame Landtiere. Möglicherweise war die Individualisierung der Familien Notosuchidae und Libyco-

suchidae eine Folge der zunehmenden Sonderung der Kontinente. Die ältesten bekannten Reste von Libycosuchidae sind leider zu dürftig, um genaue Andeutungen über die Herkunft dieser Familie zu liefern. Übrigens sind fossile terrestrische Krokodile im Jura Afrikas und Süd-Amerikas noch unbekannt. Eine direkte Abstammung der Libycosuchidae und der Notosuchidae von den triassischen Protosuchia (dessen Vertreter wurden in Süd-Afrika und Süd-Amerika entdeckt), unabhängig von den übrigen Mesosuchia, wurde oft diskutiert (Mook 1934, Sill 1968, Neill 1971, usw. . .). Obwohl es zwar Ähnlichkeiten in den Anpassungen an die terrestrische Lebensweise gibt, muß die Frage offen bleiben, da Zwischenformen ganz fehlen.

Funktionelle Anatomie und Lebensweise

Nach dem sehr eigentümlichen Bau des Schädels zu schließen (Abb. 6) war die Lebensweise der Libycosuchidae höchstwahrscheinlich von den mit längeren Schnauzen versehenen „klassischen" Krokodiliern ganz verschieden. Es ist allgemein anerkannt, daß sehr kurzschnauzige Krokodilier, wie die Notosuchidae und die Libycosuchidae, vorwiegend terrestrische Formen waren. Obwohl das postkraniale Skelett der Libycosuchidae fast unbekannt ist, scheint diese Annahme gerechtfertigt, weil die bei den übrigen Krokodiliern ausgeprägten Anpassungen des Schädels an aquatisches Leben hier fehlen. In den Süßwasserablagerungen von In Beceten sind übri-

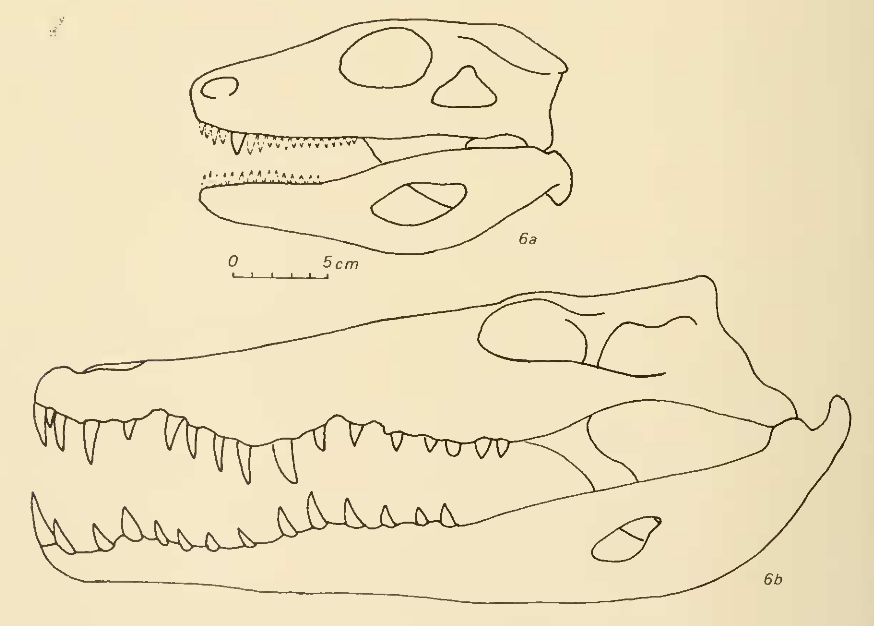


Abb. 6: Vergleich zwischen den Schädeln von *Libycosuchus brevirostris* (6a, nach Stromer 1914 und 1936, umgezeichnet) und *Crocodylus acutus* (6b, nach Colbert 1946). Die sehr eigentümliche Gestalt und die wichtigsten Merkmale des Schädels von *Libycosuchus* sind hier sichtbar.

gens die Reste von *Libycosuchus* sehr selten, während die des amphibischen, ziemlich *Crocodylus*-ähnlichen Mesosuchiers *Trematochampsa taqueti* sehr zahlreich sind (BUFFETAUT 1974). Eine terrestrische Lebensweise scheint für *Libycosuchus* wahrscheinlich.

STROMER (1914, 1936) hat bei *Libycosuchus* Konvergenzen, vor allem in den Proportionen des Schädels, mit fleischfressenden säugetierähnlichen Reptilien hervorgehoben.

Ich habe versucht, eigentümliche Merkmale des Schädels von *Libycosuchus* im Sinne einer Rekonstruktion der Kiefermuskulatur zu deuten, um genauere Angaben über die Lebensweise dieses Tieres zu gewinnen. In diesem Zusammenhang wichtige Eigentümlichkeiten sind folgende: ausgesprochene Kurzschnauzigkeit, am hinteren Teil sehr hohe, mit großen Lücken versehene Unterkiefer, kurzer und breiter nach hinten unten gerichteter Processus retroarticularis, stark gekrümmte, mit kräftigen ventralen Leisten versehene Quadrata, sehr große und steile Pterygoid-Flügel, rückgebildete Gaumenlücken.

Ein sehr hoher und kurzer Schädel ist in keiner modernen Krokodil-Art vorhanden. Unter den Eusuchiern, haben einige alttertiäre Formen, wie *Allognathosuchus* MOOK, 1921, und *Arambourgia* KÄLIN, 1939, eine extrem kurze Schnauze, die aber weniger hoch als bei *Libycosuchus* ist. Der Unterkiefer war auch mit großen Lücken versehen. Die Bezahnung ist bei diesen Krokodiliern spezialisiert, mit großen, abgerundeten hinteren Zähnen, so daß sie oft als „durophage", zum Fressen hartschaliger Tiere adaptierte Formen betrachtet werden (siehe z. B. ABEL, 1928). Die Zahnreihen sind bei *Libycosuchus brevirostris* kurz, vor allem am Unterkiefer; mit Ausnahme einiger schlecht erhaltener Reste am vorderen Teil des Oberkiefers sind aber die Zähne des Exemplares aus Baharija nicht erhalten. Nach den Alveolen zu schließen waren jedoch die hinteren Zähne ganz klein. Trotz Ähnlichkeiten in der Gestalt des Schädels und des Unterkiefers gibt es deshalb keinen Grund, um eine durophage Ernährungsweise für *Libycosuchus* zu vermuten.

Die von COLBERT (1946, S. 246) und NEILL (1971, S. 103) vertretene Ansicht, daß *Libycosuchus* fast zahnlos sei, und die entsprechende von NEILL angenommene Lebensweise (Wühlen nach Larven im Schlamm) sind ganz irrtümlich. Höchstwahrscheinlich war die Bezahnung der Libycosuchidae der eines Notosuchiden, wie z. B. *Araripesuchus*, ähnlich, mit kurzen Zahnreihen, ziemlich großen „Pseudo-Eckzähnen", und kleinen spitzen hinteren Zähnen.

Die Lücke im hinteren Teil beider Unterkiefer-Hälften ist bei den Krokodiliern häufig, sie ist aber bei *Libycosuchus* (wie auch bei den Notosuchidae) besonders groß. Nach VERSLUYS (1936) erhöht solch eine Lücke die Elastizität und die Bruchfestigkeit des Kiefers. Andererseits bietet die Lücke Raum für die Schwellung der Adduktor-Muskeln, die am Unterkiefer ihren Ursprung nehmen (insbesondere der Adductor mandibulae posterior). Höchstwahrscheinlich waren diese Muskel bei *Libycosuchus* besonders kräftig.

Der Processus retroarticularis ist bei den meisten Krokodiliern lang und nach oben hinten gerichtet. Die dorsale Seite dieses Processus dient als Ansatzfläche für den Musculus depressor mandibulae. Nach WESTPHAL (1962) ist der Processus bei Tieren, die den Kopf oft auf den Boden legen (wie fast alle Krokodilier) besonders lang; also wird der Hebelarm für den nicht sehr starken Musculus depressor mandibulae verlängert, so daß das Tier mit dem Kopf am Boden liegend durch Hebung des Schädels noch das Maul öffnen kann. Bei *Libycosuchus* war offenbar dieser He-

belarm kurz und der Musculus depressor mandibulae, dessen oberer Ursprung an der hinteren Fläche des Squamosum liegt, lang und wahrscheinlich wenig kräftig. Es scheint mir möglich, daß der Kopf meistens hoch gehalten und selten auf den Boden gelegt wurde, so daß, trotz der Schwäche des Musculus depressor mandibulae, es keine Schwierigkeiten bei der Öffnung des Maules gab. Die Unterseite des breiten Processus dagegen bot eine größere Ansatzfläche für den Adduktor-Muskel.

Das Quadratum von *Libycosuchus* ist sehr hoch und stark in anteroposteriorer Richtung gekrümmt. Daher liegt das Gelenk zwischen Schädel und Unterkiefer weiter vorn und unten als bei den übrigen Krokodiliern. Die Verlagerung nach vorn erforderte eine Verkürzung des Hebelarmes für die starke Adduktor-Muskulatur. Eine wahrscheinliche Folge (siehe HALSTEAD 1974, S. 143) dieser Verkürzung war die Möglichkeit, das Maul sehr schnell zu schließen.

Die Bedeutung der Leisten an der Unterseite des Quadratums der Krokodilier wurde von IORDANSKY (1964) erforscht: sie sind Ansatzstellen für Sehnen der Adduktor-Muskulatur. Nach der Nomenklatur IORDANSKYS sind bei allen Exemplaren von Libycosuchidae die A-, B-, und B'-Leisten äußerst kräftig entwickelt (Abb. 2, 3, 4, 5). Eine solche Anlage ist nicht genau bei rezenten Krokodiliern wiederzufinden, doch erinnert sie mehr an kurzschnauzige als an langschnauzige Formen. Nach den Andeutungen IORDANSKYS sollte solch ein Muster von sehr kräftigen Leisten zeigen, daß der Musculus adductor posterior besonders stark war.

Die Größe der Pterygoid-Flügel ist bei einem sonst ziemlich primitiven Krokodilier auffallend. Diese Flügel spielen bei der Bewegung des Unterkiefers eine bedeutsame Rolle, weil es ein „freies Gelenk" zwischen ihren lateralen Teilen und den Ästen des Kiefers gibt (SCHUMACHER 1973). Die Flügel verhindern jede durch die Wirkung der Adduktor-Muskulatur verursachte mediale Verschiebung der Unterkieferäste. Bei einem Tier, in dem starke Adduktor-Muskel große Spannungen verursachen können, sind gut entwickelte Pterygoid-Flügel vorteilhaft. Ihre beträchtliche Länge bei *Libycosuchus* ermöglichte eine breite Öffnung des Maules. Dank ihrer steilen Stellung war eine große Entwicklung der Pterygoideus-Muskel möglich, wie STROMER (1936) schon bemerkt hat. Es ist wahrscheinlich, daß diese Stellung der Flügel die geringe Größe der Gaumenlücken kompensierte. (Bei anderen Krokodiliern bieten diese Öffnungen zusätzlichen Raum für die Schwellung der Pterygoideus-Muskel.)

Die Kiefer-Muskulatur der Libycosuchidae scheint durch eine besonders starke Entwicklung der schon bei den übrigen Krokodiliern kräftigen Adduktor-Muskel gekennzeichnet zu sein, so daß eine gewaltige und schnelle Schließung des Maules möglich war. Solch ein Typ von Kiefer-Bewegung gestattet das Erhaschen und Töten beweglicher Beute und ist für einen terrestrischen Fleischfresser besonders gut geeignet.

Das erlangte Bild der Libycosuchidae ist das von kleinen bis mittelgroßen, terrestrischen, mit besonders kräftigen Kiefern versehenen Fleischfressern. Vielleicht stehen die großen Augenhöhlen mit nächtlichen Lebensgewohnheiten in Verbindung. Die Annahme STROMERS, daß die Libycosuchidae in Afrika während der Kreidezeit die Rolle der triassischen fleischfressenden säugetierähnlichen Reptilien und der känozoischen Raubtiere gespielt hätten, scheint mir zulässig. Andere kleine kurzschnauzige Land-Krokodilier sind im Ober-Jura Nord-Amerikas (*Hoplosuchus kayi* GILMORE 1926) und Europas (Atoposauridae: siehe WELLNHOFER 1971), in der Unter- und Ober-Kreide Süd-Amerikas (Notosuchidae, siehe oben) und in der

Ober-Kreide der Mongolei (*Gobiosuchus kielanae* OSMOLSKA, 1972) bekannt. Die möglichen Beziehungen zwischen den Libycosuchidae und den Notosuchidae wurden oben erwähnt. Die oberflächlichen Ähnlichkeiten zwischen *Libycosuchus* und den Atoposauridae sind sicher Konvergenzerscheinungen zu verdanken (die Atoposauridae sind mehr fortgeschritten als die Libycosuchidae). *Hoplosuchus* und *Gobiosuchus* sind isolierte Formen, deren verwandtschaftliche Beziehungen noch unklar sind.

In der Jura- und Kreidezeit war anscheinend die ökologische Nische der kleinen terrestrischen Fleischfresser in mehreren Gebieten der Erde von verschiedenen, mehr oder minder parallel entwickelten Krokodilier-Gruppen besetzt, während die Säugetiere noch ziemlich unbedeutend waren. Möglicherweise konnten die Libycosuchidae, wie auch die anderen ähnlichen Land-Krokodilier, den Wettkampf mit größeren, besser angepaßten Säugetieren nicht bestehen. Sie verschwanden wahrscheinlich gegen Ende der Kreidezeit.

Ich möchte hier für die Unterstützung meiner Arbeit folgenden Paläontologen danken: Frau Dr. F. DE BROIN (Paris) hat mir den zuerst von ihr beschriebenen Fund aus Gara Acacia und Ebrechko geliehen; Herr Dr. P. TAQUET (Paris) vertraute mir das Krokodilier-Material aus In Beceten an; Herr Dr. P. WELLNHOFER hat mir in München einen sehr freundlichen Empfang und die besten Gelegenheiten für die Untersuchung des Typs von *Libycosuchus brevirostris* gegeben. Für ihren angenehmen Empfang in der Bayerischen Staatssammlung möchte ich auch Herrn Prof. Dr. R. DEHM und Herrn Dr. med. E. SCHERER danken.

Literatur

ABEL, O.: Die Stämme der Wirbeltiere. — 914 S., 669 Abb., Berlin und Leipzig (1919).

ABEL, O.: *Allognathosuchus*, ein an die chelonipliage Nahrungsweise angepaßter Krokodiltypus des nordamerikanischen Eozäns. — Paläont. Z., 9, 4, 367—374, 1 Abb., Berlin 1928.

BROIN, F. DE: Etude paléontologique de quelques Crocodiliens du Sahara. — Thèse de 3ème cycle, 140 S., 23 Taf., Paris 1965 (unveröffentlicht).

BROIN, F. DE, BUFFETAUT, E., KOENIGUER, J. C., RAGE, J. C., RUSSELL, D., TAQUET, P., VERGNAUD-GRAZZINI, C., & WENZ, S.: La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Sénonien du Niger). — C. R. Acad. Sci. Paris, **279**, D, 469—472, Paris 1974.

BUFFETAUT, E.: *Trematochampsa taqueti*, un Crocodilien nouveau du Sénonien inférieur du Niger. — C. R. Acad. Sci. Paris, **279**, 1749—1752, 2 Abb., Paris 1974.

BUFFETAUT, E.: Sur l'articulation entre le quadratojugal et le surangulaire de certains Crocodiliens fossiles. — C. R. Acad. Sci. Paris, **280**, D, 2741—2743, 4 Abb., Paris 1975.

COLBERT, E. H.: *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodilia from Patagonia. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 87, 217—270, 30 Abb., 6 Taf., New York 1946.

GASPARINI, Z. B. DE: Los Notosuchia de Americana del Sud como un nuevo infraordo de los Mesosuchia (Crocodilia). — Ameghiniana, 8, 2, 83—103, 1 Abb., 4 Taf., Buenos Aires 1971.

HALSTEAD, L. B.: Vertebrate Hard Tissues. — 179 S., 88 Abb., London 1974.

HUENE, F. VON: Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. — 761 S., 689 Abb., Jena 1956.

IORDANSKY, N. N.: The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. — Anat. Anz., **115**, 3, 256—280, 15 Abb., Jena 1964.

KENNEDY, W. J., & COOPER, M.: Cretaceous ammonite distributions and the opening of the South Atlantic. — J. Geol. Soc. London, 131, 283—288, 1 Abb., London 1975.

MOOK, C. C.: The evolution and classification of the Crocodilia. — J. Geol., 42, 295—304, Chicago 1934.

NEILL, W. T.: The last of the ruling reptiles. Alligators, crocodiles, and their kin. — 486 S., 162 Abb., New York & London 1971.

REYMENT, R. A.: Application des méthodes paléobiologiques à la théorie de la dérive des continents, illustrée par l'Atlantique Sud. — Rev. Géogr. phys. Géol. dyn., 2, 16, 1, 61—70, 6 Abb., Paris 1974.

ROMER, A. S.: Osteology of the Reptiles. — 772 S., 248 Abb., Chicago & London 1956.

ROMER, A. S.: Vertebrate Paleontology (3rd edition). — 468 S., 443 Abb., Chicago & London 1966.

SCHUMACHER, G. H.: The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. — In "Biology of the Reptilia", 4, (C. Gans & T. S. Parsons, ed.), 101—199, 59 Abb., London & New York 1973.

SILL, W. D.: The zoogeography of the Crocodilia. — Copeia, 1, 76—88, 5 Abb., New Haven 1968.

STROMER, E.: Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1: Einleitung und 2. *Libycosuchus*. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., 27, 1—16, 1 Taf., München 1914.

STROMER, E.: Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. VII: Baharije-Kessel und -Stufe mit deren Fauna und Flora. Eine ergänzende Zusammenfassung. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., NF, 33, 102 S., 20 Abb., 1 Taf. München 1936.

VERSLUYS, J.: Kranium und Visceralskelett der Sauropsiden. In „Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere" (herausgegeben von L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS, W. LUBOSCH), 4, 699—808, 90 Abb., Berlin und Wien 1936.

WELLNHOFER, P.: Die Atoposauridae (Crocodylia, Mesosuchia) der Oberjura-Plattenkalke Bayerns. — Palaeontographica, A. 138, 5—6, 133—165, 16 Abb., 5 Taf., Stuttgart 1971.

WESTPHAL, F.: Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. Palaeontographica, A, 118, 96 S., 29 Abb., 12 Taf., Stuttgart 1962.